УДК 591.3:591.471.36/37:599.4

М. Ф. Ковтун, С. Ю. Леденев, В. Ф. Сыч

ЗАКЛАДКА, РАЗВИТИЕ И РОСТ ПЯСТНЫХ КОСТЕЙ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA)

Эмбриогенезу конечностей млекопитающих посвящено немалое количество работ (Zwilling, 1961; Milaire, 1965; Ede, 1977), и основные моменты этого процесса освещены. Неожиданным оказалось почти полное отсутствие аналогичных работ по представителям отряда рукокрылых, конечности которых обладают рядом специфичных черт по сравнению с представителями других отрядов млекопитающих. Придерживаясь мнения о происхождении рукокрылых от четвероногого примитивного насекомоядного предка (а это мнение остается доминирующим), необходимо принять и то, что все эти специфические черты приобретены в процессе исторического становления рукокрылых и являются результатом их адаптивной эволюции и перестроек органов локомоции.

Вопросы строения, отчасти и эволюции органов локомоции рукокрылых рассматривались рядом автором (Jepsen, 1966; Vaughan, 1970; Norberg, 1970; Clark, 1977; Ковтун, 1984, 1990). Этими работами и были выявлены особенности строения органов локомоции, присущие рукокрылым.

Сохраняя общий план строения пятипалых конечностей наземных млекопитающих, конечности рукокрылых (особенно грудные) претерпели заметную перестройку. С одной стороны, они теряют ряд скелетных элементов зейго- и автоподия (путем редукции одних и слияния других), а с другой — происходит уникальное удлинение лучевой кости и особенно 2—5-й пястных костей и первых фаланг второго—пятого пальцев. При этом первый палец не был вовлечен в эволюционные перестройки кисти, а первая пястная кость (Mc_1) сохраняет, видимо, пропорции, близкие к анцестральным. Мы считаем, что именно удлинение пястных костей послужило первопричиной появления межпальцевой перепонки и поэтому является ключевым морфогенезом на пути преобразования ходячей конечности в крыло и филогенеза Chiroptera (Ковтун, 1984).

Возникли вопросы: как происходит рост пястных костей, особенно в пренатальном онтогенезе? Потребовал ли уникальный рост отдельных компонентов скелета кисти выработки каких-то оригинальных гистогенезов? Была также надежда, что исследование роста и процессов гистогенеза на протяжении пренатального онтогенеза прольет свет на какие-то этапы филогенеза.

Задачей настоящей статьи является попытка ответить на эти вопросы, используя сравнительно-морфологический и эмбриологический методы исследования.

Известны лишь единичные работы по эмбриогенезу конечностей рукокрылых, в которых описываются мезенхимная и хрящевая стадии развития запястья представителей семейства Vespertilionidae (Leboucq, 1899; Greene, 1951). В этих работах раскрыт характерный момент в формировании запястья рукокрылых — слияние центральных костей в единую кость. Закладка и развитие остальных элементов скелета конечностей, как и их рост, авторами не рассматривались.

Объектом нашего исследования послужили эмбрионы и новорожденные особи рыжей вечерницы (*Nyctalus noctula,* Vespertilionidae) со стадии появления первых признаков формирующихся конечностей до их развития у новорожденных. Поскольку в данной статье речь идет главным образом о закладке и развитии пястных костей, то изложение материала начинаем со стадии 18 (эмбрионы длиной 7,6—8,8 мм). Параллельно с датировкой эмбрионов по предложенной нами (Леденев, Лихотоп, 1988) таблице нормального развития проводим длину эмбри-

она, так как именно длина эмбриона использовалась для этих целей во всех предыдущих работах.

У эмбрионов рыжей вечерницы почки грудных конечностей появляются в виде слабых конусовидных выпячиваний боковых стенок грудного отдела эмбриона, когда его длина достигает 4,0 мм (стадия 13—14). К 18-й стадии (7,6—8,8 мм) зачатки грудных конечностей превалируют над зачатками тазовых, в них хорошо выражена пальцевая пластинка, в которой намечаются закладки пальцев, различающихся между собой по размерам и расположению в плоскости пластинки относи-

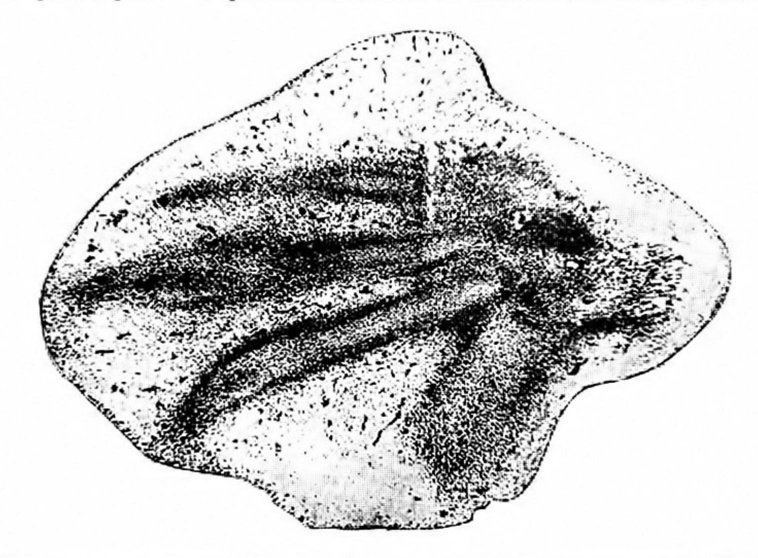


Рис. 1. Концентрация мезенхимы в области закладок пальцев грудной конечности; скелет каждого пальца закладывается единой склеробластемой; эмбрион 8,5 мм (Маллори; об. 10,×330).

тельно продольной оси конечности. Зачатки пальцев представлены в виде пяти лучей из плотных скоплений мезенхимы, которые без четких границ сливаются по периферии с более рыхлой мезенхимой межпальцевых участков (рис. 1). Количество клеток в этих участках нарастает, они концентрируются таким образом, что образуют грубый контур будущих скелетных элементов. Характерно, что на данной стадии зачатки I и V пальцев уже противопоставлены зачаткам II—IV пальцев, ориентированных параллельно продольной оси конечности в плоскости пальцевой пластинки.

Изначально зачатки II—V пальцев удлинены по отношению к I, что характерно и для взрослых особей. Обращаем внимание, что на данной стадии развития закладка I пальца кисти (рис. 2) лишь на треть короче закладок II—V пальцев, тогда как у дефинитивных особей он короче примерно в 10 раз. Этот факт позволяет думать, что закладка I пальца также изначально увеличена.

На препаратах серийных срезов кисти видно, что на данной стадии развития закладки пальцев различаются не только по длине, но и по диаметру. На продольном срезе кисти (рис. 1) резко выделяется зачаток V пальца, диаметр которого в 1,5—2 раза больше диаметров зачатков II—IV пальцев. Последние по диаметру приблизительно одинаковы. Максимальные поперечные размеры в центре закладок II—IV пальцев составляют 120—130 мкм, а для V пальца 240—250 мкм.

Кроме того, на рассматриваемой стадии уже отчетливо заметны более плотные участки мезенхимы в закладке дистальных элементов автоподия — это будущие метакарпо-фалангиальные суставы. По их

расположению (ближе к дистальному концу пальцев) нетрудно установить, что на ранней стадии развития автоподия зачатки метакарпалий (2—5) более удлинены по сравнению с зачатками будущих фаланг (рис. 1).

Форма зачатков грудных и тазовых конечностей быстро изменяется. На следующей стадии (19) (длина эмбрионов 9,1—10,0 мм) дистальные отделы грудной конечности уплощаются. На гистосрезах заметна более четкая дифференциация закладки конечностей на будущие отделы — плечо, предплечье, кисть, бедро, голень, стопа.

Дифференциация клеток происходит несколько быстрее, и в результате в склеробластеме по топографии и цитоархитектонике можно выделить внутреннюю и периферическую части. Внутренняя часть бластемы постепенно дифференцируется в гиалиновый хрящ, тогда как из окаймляющего ободка развивается надхрящница (перихондр).

В закладках элементов автоподия выделяется I палец, который по относительным размерам продолжает превосходить таковой у взрослых. Причем прохондральная закладка первой пястной кости у основания расширяется, что характерно для взрослых особей.



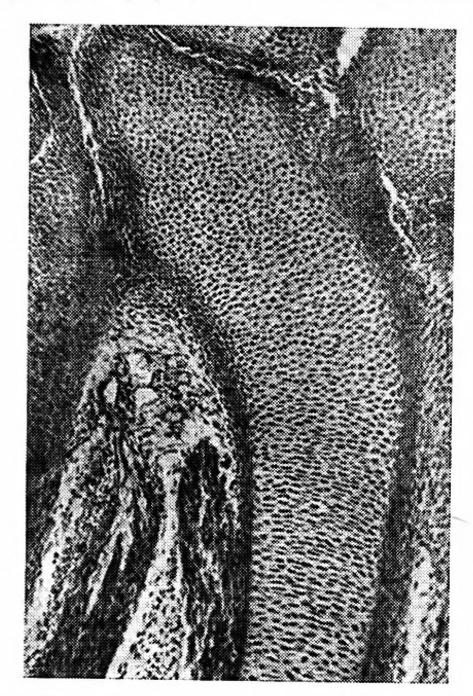
Рис. 2. Склеробластема первого пальца кисти на стадии концентрации мезенхимных клеток; эмбрион 8,5 мм (Маллори; об. 10, ×330).

Проксимальные концы закладок второй—пятой метакарпалий несколько уплощаются и вытягиваются, дистальные уплощаются, формируя метакарпально-фалангиальные суставные поверхности. Сами метакарпалии заметно удлиняются дистально. Закладки фаланг II—V пальцев заметно укорочены в сравнении с соответствующими метакарпалиями. Менее дифференцированными оказываются дистальные фаланги, находящиеся на стадии мезенхимной закладки.

У эмбрионов длиной 10,3—11,8 мм (что соответствует 20 стадии) большинство элементов скелета конечностей приобретают вполне оформившийся вид с хрящевой тканью внутри и перихондром по периферии. Так как речь идет о формировании закладок трубчатых костей, в их составе для удобства ориентировки целесообразно определить зоны: диафизарную, метафизарную, эпифизарную соответственно будущим диафизу, проксимальному и дистальному метафизам и эпифизам дефинитивного органа. В дальнейшем будем придерживаться этих обозначений. Гистологическая картина развивающихся закладок скелета показывает локальное перераспределение хрящевых клеток, что свидетельствует о специфической дифференцировке хондроцитов по степени зрелости. В центрах закладок большинства трубчатых костей (область диафиза) находятся наиболее зрелые, округлые хондроциты. Проксимальнее и дистальнее от центра этих закладок хондроциты имеют уплощенную форму и вытянуты поперек оси закладки, образуя зону пролиферации. Область эпифиза представлена мелкими недифференцированными хондроцитами.

Характерной особенностью данной стадии развития является обособление I пальца кисти и пальцев стопы. К этому периоду становится очевидным, что рост и дифференцировка их скелета существенно отличается от роста и дифференцировки остальных трубчатых костей. В более мелких по размерам хрящевых закладках скелета I пальца кис-

ти отчетливой дифференцировки хондроцитов по степени зрелости не наблюдается. Закладка первой пястной кости состоит из слабодифференцированных хондроцитов, межклеточного вещества мало, клетки плотно расположены по отношению друг к другу. Лишь к концу стадии в центральных частях закладок скелета I пальца кисти и пальцев стопы намечается некоторое укрупнение хондроцитов. Ядра теряют округлую форму, намечается их дегенерация. В описанных особенностях гистологической дифференцировки хрящевых закладок скелета конечностей заключается основное отличие между звеньями, развивающимися по типу длинных (плечевая, лучевая, метакарпальные (2—5), бедренная, мало- и большеберцовая) и коротких (скелет I пальца кисти и пальцев стопы) трубчатых костей.



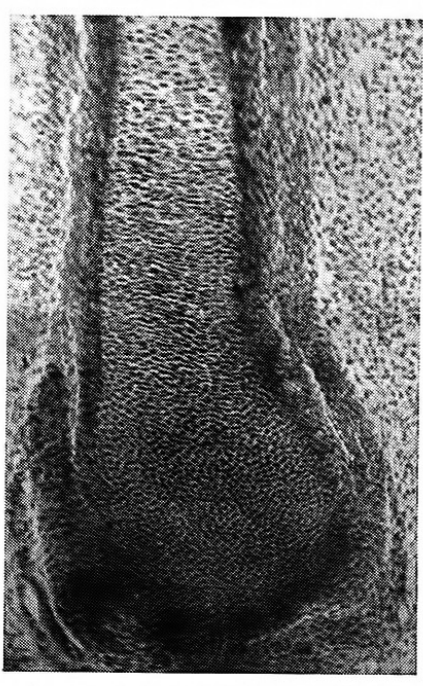


Рис. 3. Хрящевая закладка 3-й метакарпальной кости: *1* — проксимальный, *2* — дистальный участки третьей метакарпалии; эмбрион 11,1 мм (Маллори; об. 10, ×420).

Метаподий и акроподий представлены заметно удлиненными хрящевыми закладками метакарпальных костей и фаланг II—V пальцев. Проксимальные концы удлиненных метакарпалий сужаются и уплощаются по направлению к запястью (кроме пятой), образуя клиновидные отростки, что характерно для взрослых (рис. 3). Закладка пятой метакарпальной кости сохраняет свои гипертрофированные размеры по отношению к закладкам остальных метакарпалий (2—4), а ее основание утолщено и проксимально сужается на нет так, что образовавшейся верхушкой входит в запястье между основанием Mc_4 и закладкой крючковидной кости.

Следующая стадия (21) характеризуется перестройкой надхрящницы, где появляются новые клеточные элементы — остеобласты, которые способны продуцировать основное вещество кости. При этом перихондр превращается в периост.

В зачатках, развивающихся в дальнейшем по типу длинных трубчатых костей, процесс периостального окостенения первоначально происходит лишь в центральной диафизарной части, затем постепенно распространяется дальше, охватывая все новые и новые участки хрящевого зачатка.

Все рассмотренные изменения касаются особенностей развития длинных трубчатых костей. В скелете I пальца кисти и пальцев стопы подобных гистогенезов не наблюдается. Лишь в центрах диафизов этих закладок продолжается отмеченное ранее укрупнение хондроцитов.

По сравнению с предыдущей стадией нами не отмечено каких-либо значительных изменений в формировании рассматриваемых признаков. Лишь незначительно изменилась общая форма закладок, все более приближающаяся к дефинитивной, что связано с более четким оформлением суставов.

Стадия 22 (эмбрион длиной 13,6—22,2 мм) самая продолжительная и характеризуется активностью процессов костеобразования. В силу этого гистологическая картина в формирующемся скелете существенно меняется. У эмбрионов длиной 13,6—15,4 мм в закладках скелета конечностей проксимальнее и дистальнее центра окостенения хрящевые клетки продолжают размножаться, выстраиваясь в характерные колонки. Затем в центральный участок ядра окостенения, первоначально только в проксимальных и средних звеньях грудной и тазовой конечности, где хрящевые клетки претерпевают наибольшие дистрофические изменения, со стороны периоста вместе с сосудом внедряется почка остеобластической ткани. Хрящевые клетки рассасываются, а на поверхности остатков основного вещества хряща образуется энхондральная костная ткань. В пястных костях II—V пальцев этот процесс происходит несколько позднее (эмбрионы 16,7—17,3 мм), в закладках скелета I пальца кисти, пальцев стопы, фалангах (кроме концевых), II—V пальцев кисти начало энхондрального остеогенеза отмечается лишь к завершению стадии (эмбрион 19,7 мм). Следует подчеркнуть, что в зачатках, развивающихся по типу длинных трубчатых костей, в центр диафизов внедряется одновременно несколько сосудов (рис. 4), а не один как в коротких.



Рис. 4. Очаги энхондрального окостенения в центре диафиза закладки пястной кости третьего пальца (четко видно два очага оссификации); эмбрион 17,0 мм (Маллори; об. 10, ×420).

В развитии автоподия определяющим является прогрессивное удлинение скелета II—V пальцев кисти (наиболее специфичный для рукокрылых морфогенез). К началу стадии у эмбриона 14,1 мм закладки 2—5-й пястных костей по длине примерно в четыре раза превышают закладку первой пястной кости. К концу стадии соотношение длинниковых пропорций Mc_1 к Mc_{2-5} составляет уже примерно 1 : 6:

Длина тела, мм	11,1	12,5	15,1	17,9	18,5	19,0	22,2	25,5	26,0
Длина Mc_1	0,5	0.8	0,9	1,4	1,3	1,6	1,7	1,5	3,0
Длина Mc_3	1,6	2,5	3,5	5,0	5·1	5,4	5,5	10.4	10,5

Форма суставных поверхностей пястных костей к завершению стадии близка к дефинитивной.

Стадии 23 и 24 (эмбрионы 25,0 мм и более) морфологически заметно не различаются, и мы их рассматриваем вместе. К завершению пренатального развития (стадия 23, эмбрион 25,5 мм), т. е. непосредственно перед рождением, и у новорожденного характер дифференцировки скелета конечностей неодинаков. Анализ гистопрепаратов отдельных звеньев показывает, что в грудной конечности окостеневшими являются те элементы, которые формируются за счет первичных точек оссификации, как например диафазы длинных и коротких трубчатых костей. Характерно полное отсутствие вторичных центров окостенения.

Все длинные трубчатые кости продолжают активно расти и развиваться благодаря наличию хрящевых зон роста в проксимальных и дистальных метафизах. В противоположность этому короткие трубчатые кости метакарпалия (1) и фаланги I пальца кисти и пальцев стопы почти полностью окостеневают.

Проксимальные и дистальные части 2—5-й метакарпалий имеют основания и головки, характерные для взрослых. Первая пястная кость не уступает по диаметру второй—пятой, имеет расширенное основание и суставную поверхность для сочленения с фалангой.

Обсуждение. Изложенные в статье данные позволяют выделить, по крайней мере четыре особенности (признака) закладок пястных костей и пальцев стопы, которые можно использовать при обсуждении вопросов филогении рукокрылых и эволюции их конечностей. Это: закладки второй — пятой пястных костей изначально в 2,0—2,5 раза длиннее закладки первой пястной кости; закладки I и V пальцев на ранней стадии противопоставлены закладкам других пальцев; закладка I пальца увеличена относительно его размеров у дефинитивных особей; закладка V пальца массивнее остальных.

Дополнительная информация. Как правило, закладки пястных костей у млекопитающих имеют примерно одинаковую длину, в частности это было показано в работе на грызунах (Forthoefel, 1963).

Одним из факторов, определяющих скорость роста, является исходная величина закладки данной структуры (Шмальгаузен, 1984). Ускорение (или эмбрионализация) развития взрослых черт связаны с длительностью их собственного исторического существования (Северцов, 1945).

Рост и развитие коротких трубчатых костей несколько отличаются от роста длинных трубчатых костей. Вторая—пятая пястные кости рукокрылых растут по типу длинных трубчатых костей, первая— по типу коротких (Леденев, 1990).

На основании сравнительно-морфологических исследований нами высказан ряд гипотез, в частности: первая пястная кость (как и I палец в целом) современных рукокрылых сохраняется состояние и пропорции близкие к анцестральным; I палец обрел функциональную автономию (по отношению к остальным) еще у далеких предков рукокрылых и постепенно начал играть существенную роль в локомоции этих животных, особенно на переходной стадии. Доказательства: он обладает высокой степенью подвижности независимо от других пальцев; противопоставлен остальным пальцам; сохраняет полный набор мышц (анцестральный признак); сохраняет анцестральные пропорции; к моменту рождения становится функционально полноценным; не был вовлечен в эволюционные перестройки кисти подобно другим пальцам (Ковтун, 1984).

Формально первый и второй признаки, то есть — удлинение закладок II—V пальцев и отведенное положение закладок I и V пальцев по отношению к остальным пальцам на самых ранних стадиях органогенеза свидетельствуют о выпадении стадий равной длины пальцев и параллельного их положения в одной плоскости. Сущностная трактовка факта выпадения стадий далеко не однозначна. В самом общем плане счи-

тается, что выпадение стадий эмбриогенеза связано с ускорением развития данной структуры и ускорением эмбриогенеза в целом, путем укорочения первоначальной онтогенетической записи. Ускорение же развития (эмбрионализация) дефинитивных черт, как полагал А. Н. Северцов (1945), связана с длительностью их собственного исторического существования. Отсюда следовало, что эмбрионализация сама по себе есть признак прогрессивной эволюции органов (Шишкин, 1988).

Явления выпадения стадий эмбрионализации, как и вопрос взаимоотношений онто-филогенеза, М. А. Шишкин (1988) трактует, основываясь на концепциях эпигенеза и стабилизирующего отбора. Он вводит понятие «стабилизационная перестройка» и предлагает механизм реализации в филогенезе эволюционных новшеств, возникающих на поздних стадиях онтогенеза. Новая элементарная адаптация всегда возникает как ответ на определенный внешний фактор. Со временем (в филогенезе) эта адаптация (и ее морфофизиологический субстрат — прим. авторов) автономизируется от породившего ее внешнего фактора и появляется в онтогенезе уже на предфункциональной стадии (что, видимо, отражает переход ее под контроль внутренних факторов — прим. авторов). В этом случае процесс сводится к ускорению (акселерации) развития и гетерохронии (Шишкин, 1988). Таким образом, удлиненность закладок второй—пятой пястных костей (Mc_{2-5}), которую мы фиксируем на наших препаратах на самых ранних стадиях органогенеза свидетельствует как об «ускорении развития (эмбрионализации)» взрослых черт строения, так и о длительности их исторического существования, а вместе — о прогрессивной эволюции данного органогенеза. Исходя из упомянутого выше положения И. И. Шмальгаузена (1984), эволюционная значимость удлинения закладок Mc_{2-5} видится в том, что это является составной частью «механизма» уникального роста пястных костей, специфичного рукокрылым.

На наш взгляд, изложенное также подтверждает ранее высказанный тезис (Ковтун, 1984), что изначальным фактором удлинения элементов автоподия у предков рукокрылых послужил переход к древесному образу жизни (внешний фактор). Функцией удлинения пястных костей явилась зачаточная межпальцевая перепонка. Отбор содействовал удлинению пястных костей и росту межпальцевой перепонки (на первых этапах) посредством функции терморегуляции. В дальнейшем (в филогенезе) такой морфогенез как удлинение Mc_{2-5} и других компонентов грудной конечности сместился на дофункциональную стадию онтогенеза, подвергся эмбрионализации со всеми следствиями из этого процесса.

Третий признак — закладка первого пальца увеличена относительно дефинитивной стадии современных рукокрылых — может быть объяснена (онтогенетический аспект) с позиций так называемого правила Менерта: «...скорость развития отдельных органов в онтогенезе зависит от степени их филетического прогресса» (Менерт, 1888 цит. по М. Шишкину, 1988). С позиций функции (адаптационный аспект) она находит объяснение в теории функциональных систем П. Анохина (1973). А именно — к моменту рождения первый палец должен быть функционально полноценным. Это же согласуется с нашей гипотезой о неординарной функциональной значимости первого пальца в жизнедеятельности (локомоции) переходных форм (Ковтун, 1984, 1990). Поэтому здесь можно усмотреть рекапитуляцию мощного развития первого пальца на одном из ранних этапов филогенеза рукокрылых, когда он играл важную функцию в локомоции (а отсюда и жизнедеятельности в целом) переходных форм.

Последний признак — закладка пятого пальца массивнее остальных, видимо также отражает рекапитуляцию его строения в период формирования крыловой перепонки и освоения активного полета, когда он мог играть роль опорной и несущей конструкции.

В заключение обращаем внимание на непротиворечие выводов, полученных путем сравнительно-анатомического и эмбриологического методов, а также возможность интерпретации их с позиций ряда теоретических положений современной эволюционной биологии.

Анохин П. К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем // Принципы системной организации функций.— М. : Наука, 1973.— С. 5—61.
Ковтун М. Ф. Строение и эволюция органов локомоции рукокрылых.— К. : Наук. думка, 1984.— 304 с.
Ковтун М. Ф. К проблеме эволюции Chiroptera (Mammalia) // Вестн. зоологии.— 1990.— № 3.— С. 3—11.
Леденев С. Ю. Развитие и рост скелета конечностей рыжей вечерницы (Nyctalus noctula) в пренатальном онтогенезе : Дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1990.— 167 с.
Леденев С. Б., Лихотоп Р. И. Стадии нормального развития рыжей вечерницы (Nyctalus noctula, Vespertilionidae).— Киев, 1988.— 15 с. (Препр. / АН УССР, Ин-т зоологии; 86).
Северцов А. Н. О состоянии между онтогенезом и филогенезом у животных // Северцов А. Н. Соч.— М. ; Л., 1945.— Т. 3.— С. 316—452.
Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология.— М. : Недра, 1988.— Т. 2.— С. 169—209.
Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка.— Киев : Наук. думка, 1984.— Т. 2.— 167 с.
Clarc B. D. Energetics of hovering flight and the origin of bats // Major patterns in vertebrate evolution / Ed. M. K. Hecht.— New York; London : Plenum Press, 1977.— P. 423—425.
Ede D. A. Vertebrate limb and somite morphogenesis.— Cambridge; London; New York; Melbourne : Cambridge Univ. Press, 1977.— 498 p.
Forthoefel P. F. Observations on the sequence of blastemal condensations in the limbs of the mouse embryo // Anat. Rec.— 1963.— **147**.— P. 129—138.
Greene W. The development of the carpal bones in the bat // J. Morphol.—1951.—**89**, N 3.— P. 587—640.
Jepsen G. L. Early Eocene Bat from Wioming // Science.— 1966.— **154**, N 3754.— P. 1333—1339.
Leboucq H. Recherches sur la morphologie de l'aile du murin (Vespertilio murinus) // Liv. Jub. Char. Bambeke.— Bruxelles, 1899.— 19 s.
Milaire J. Aspects of limb morphogenesis in mammals // Organogenesis.— New York, 1965.— P. 283—300.
Norberg U. M. Functional osteology and myology of the wing of Plecotus auritus Linnaeus (Chiroptera) // Arch. Zool.— 1970.— **22**, N 12.— P. 483—543.
Vaughan T. A. The muscular system // Biology of Bats, New York, London, 1970.— Vol. 1.— P. 139—194.
Zwilling E. Limb morphogenesis // Advances morphogenesis.— New York; London : Acad. Press, 1961.— Vol. 1.— P. 301—330.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 17.12.91

ЗАКЛАДЕННЯ, РОЗВИТОК ТА РІСТ П'ЯСТКОВИХ КІСТОК РУКОКРИЛИХ (CHIROPTERA). Ковтун М. Ф., Леденев С. Ю., Сич В. Ф.— Вестн. зоол., 1993, № 2.— В пренатальному розвитку п'ясткових кісток рудої вечірниці виділено ознаки, властиві лише рукокрилим. Обговорення питань еволюції ряду.

FORMATION, DEVELOPMENT AND GROWTH OF METATARSAL BONES IN BATS (CHIROPTEA). Kovtun M. F., Ledenev S. Yu., Sych V. F.— Vestn. zool., 1993, N 2.— Some peculiarities, characteristic to Chiropterans only, are outlined for metatarsal bones prenatal development in common noctule, *Nyctalus noctula.* Certain evolutionary problems are discussed.